Quelques remarques à propos de la résilience et de la stabilité dans les écosystèmes (1)

PAR

Jorge Paulo CANCELA DA FONSECA

CNRS et Laboratoire de Zoologie, ENS, Paris (2)

Parmi d'autres concepts de résilience (Daget *et al.*, 1974 ; May, 1974) celui qui a été introduit par Holling en Écologie des systèmes (Holling, 1973a) mérite d'être discuté à la fois à la lumière de la théorie des systèmes et à la lumière de la théorie des catastrophes.

Il faut tout d'abord passer en revue les différentes conceptions de la stabilité des écosystèmes, et mettre en évidence leurs analogies et leurs différences.

Holling (1973a) définit la résilience comme la capacité de l'écosystème d'absorber l'effet de pertubations importantes et des variables et des paramètres, tout en maintenant sa structure : il conserve la possibilité de revenir à son état initial lorsque la cause de ces perturbations cesse d'exister (Grümm, 1976a).

Par définition, un système maintient son identité tant que sa structure ne souffre aucune modification ; la structure étant l'ensemble formé par les composants du système et par les interactions

(1) Travail réalisé dans le cadre de l'aide à la recherche n° 76 7 0226 (DGRST) : « Systèmes édaphiques : Analyse, synthèse et Gestion » (M. B. BOUCHE).

(2) Correspondance : Laboratoire de Biologie Végétale et d'Écologie forestière, Route de la Tour Dennecourt, F.77300 Fontainebleau (France).

(Cancela da Fonseca, 1974). Ainsi, Holling ne s'éloigne pas des concepts de base de la théorie des systèmes, quand il définit la résilience.

La définition de Holling ressemble beaucoup à la définition classique de la stabilité locale, propriété que possède un système de retourner à sa position d'équilibre lorsque l'action de perturbations restreintes ne se vérifie plus (Lewontin, 1969).

Il y a donc des analogies entre résilience et stabilité locale. Toutefois, la différence essentielle réside dans l'amplitude des perturbations par rapport à la position d'équilibre du système.

C'est par rapport au comportement du système dans le voisinage du point d'équilibre (point où les changements dans l'état du système sont nuls) que l'étude de la stabilité se fait (Cancela da Fonseca, 1974). Or, dans la stabilité locale ce voisinage est par définition assez restreint. Il est délimité par une région, le bassin ou domaine d'attraction, à l'intérieur de laquelle le point critique « attire » toutes les trajectoires du système (Lewontin, 1969). Le système ne peut subir que des fluctuations limitées. On peut considérer que les forces internes ou de cohésion du système sont, dans ces conditions, peu importantes.

Au contraire l'état d'équilibre de l'écosystème est un état stationnaire (Blandin *et al.*, 1976 ; Cancela da Fonseca, 1967 ; Frontier, 1976), état qui admet éventuellement des fluctuations importantes autour d'un état moyen. Pour que le système se maintienne, sa cohésion due aux forces internes doit être plus importante.

On est ainsi tenté de mettre en parallèle résilience et stabilité globale. Dans la stabilité globale le domaine d'attraction du point d'équilibre correspondant est plus étendu, puisque ce point est valable pour toutes les trajectoires du système et pas seulement pour les trajectoires dans son voisinage (Lewontin, 1969 ; Lifermann, 1972).

La résilience apparaît, de cette façon et dans une première approximation, comme synonyme de stabilité globale.

Si on tient compte du fait que Holling (1973a) considère la résilience comme une mesure de la probabilité d'extinction de l'écosystème (donc comme une mesure de sa persistance « sous contrainte »), le concept de résilience se rapproche de la définition de stabilité donnée par Margalef (1969), pour qui persistance et stabilité sont synonymes ; la stabilité étant la continuité, dans le temps et dans l'espace, de l'organisation de l'écosystème.

Cependant, la résiliance est un concept plus « dynamique » que celui de la persistance, bien que la persistance soit une facette importante de la stabilité.

Toutefois, les écosystèmes « stables », où les fluctuations autour de l'état de stationnarité sont assez limitées, ne peuvent pas résister à l'action de conditions brusques inhabituelles ; ils disparaissent si ces conditions se réalisent (fig. 1 B). Ces écosystèmes se comportent comme des systèmes linéaires avec un seul point d'équilibre et une stabilité locale simple. Ils ont une faible résilience. Leur stratégie cénotique est de type « *i* » (Blandin *et al.*, 1976).

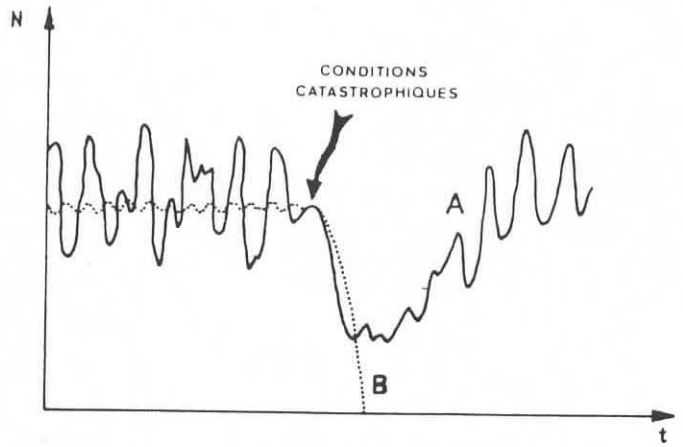

FIG. 1. — Évolution temporelle d'un système résilient (A) et d'un système non résilient (B). (Adapté de BOEHM, IIASA'74, 1974, p. 10.)

Les écosystèmes où les fluctuations autour de l'état de stationnarité sont importantes, absorbent au contraire plus facilement les

conditions catastrophiques (fig. 1 A), en passant, tout simplement d'un domaine d'attraction à un autre (Holling, 1973a), soit d'un domaine d'attraction normal à un domaine d'attraction de transition. Le comportement de ces écosystèmes correspond à celui des systèmes non linéaires à multiples points d'équilibre, et donc à plusieurs domaines d'attraction (Lewontin, 1969 ; Rosen, 1970 ; Kowal, 1974). Ces écosystèmes ont une forte résilience. Leur stratégie cénotique est de type « *s* » (Blandin *et al.*, 1976).

Il faut rappeler qu'un système non linéaire peut avoir plusieurs points d'équilibre pour lesquels se vérifie le principe de la stabilité locale : les fluctuations autour de ces points doivent être restreintes sinon le système passe d'un domaine d'attraction à un autre.

En conclusion, le problème de la résilience est un problème de domaines d'attraction (Fiering et Holling, 1974) à l'intérieur d'un même système non linéaire, donc de son « portrait en phase » (Lifermann, 1972 ; Grümm, 1976b). Holling (1973b) fait même la distinction entre domaine et bassin d'attraction. Pour nous le bassin d'attraction correspondrait à une stabilité globale « virtuelle ». Cette stabilité, appelée « virtuelle », est resposable de la persistance de l'écosystème tel qu'il a été défini à partir de l'image qu'on se fait de celui-ci, c'est-à-dire de la persistance de son organisation. Tandis que les domaines d'attraction, délimités à l'intérieur d'un même bassin (cf. fig. 3), correspondraient à des multiples stabilités globales « réelles » du type stabilité locale ; « réelles » parce qu'elles correspondent à différentes étapes de la « vie » de l'écosystème.

Résilience et analyse des systèmes écologiques

Holling (1973) a énoncé son principe de la résilience d'après l'expérience acquise lors de sa collaboration avec l'équipe travaillant sur la tordeuse des bourgeons de l'épinette (« spruce budworm », *Choristoneura fumiferana* (Clem.) qui ravage les forêts du New Brunswick au Canada (Morris, 1963).

Pour mieux comprendre les remarques qui vont suivre, il faut passer brièvement en revue l'histoire épidémiologique de l'écosystème en question, écosystème qu'on peut définir à partir du système écologique constitué par leurs principaux composants (fig. 2) (Morris, 1963 ; Holling, 1974, 1975).

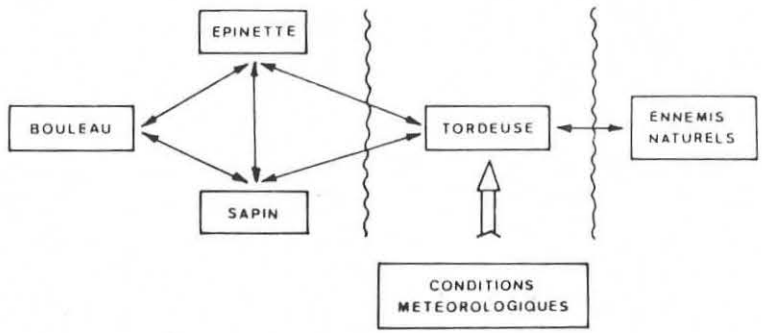

FIG. 2. — Schéma du système tordeuse de l'épinette-sapin baumier. (Adapté de HOLLING, IIASA SR-74-2-EC, 1974, p. 20.)

La tordeuse a un comportement épidémique tous les 34 à 72 ans, la durée de chaque épidémie variant de 6 à 16 années. Dans l'intervalle de deux épidémies l'insecte est extrêmement rare.

Parmi les essences forestières, trois sont plus importantes : le sapin baumier (« balsam fir » *Abies balsamea* (L.) Mill.), l'épinette blanche (« White spruce », *Picea glauca* (Moench) Voss) et le bouleau blanc (« White birch », *Betula papyrifera* Marsch). L'ordre d'importance est celle qui vient d'être indiquée. Ces trois espèces sont en compétition. Le sapin a tendance à dominer. Ainsi, en l'absence d'interventions de l'extérieur, la forêt deviendrait monospécifique. Or, le maintient de l'écosystème comme forêt polyspécifique est dû aux attaques de la tordeuse. L'espèce la plus sensible à ces attaques est le sapin.

L'épinette est plus résistante, tandis que le bouleau n'est pas du tout attaqué. De cette façon le sapin a l'avantage sur les deux autres espèces pendant l'intervalle séparant deux épidémies consé-

cutives, l'épinette et le bouleau étant au contraire avantagés pendant les épidémies. En outre, il y a non seulement une grande hétérogénéité dans la distribution spatiale des trois espèces citées et dans leur démographie mais aussi dans la composition floristique de la forêt.

Le ravageur détruit principalement les zones où le sapin domine en valeur absolue, et où les peuplements sont constitués par des formations âgées, ayant atteint un certain niveau de maturité. Les formations jeunes et les zones où la dominance spécifique est moindre ou inexistante, ne sont pas du tout attaquées, ou résistent mieux aux attaques. Par ailleurs, entre deux épidémies, les populations de la tordeuse sont controlées par leurs ennemis naturels, et maintenues à des densités juste au-dessus du seuil minimal de survie.

Les conditions météorologiques (climat) sont à l'origine du développement épidémique de la tordeuse. Trois ou quatre étés chauds et secs vont rompre l'équilibre des populations maintenues à de basses densités. Ils déclenchent un processus qui accélère le développement de l'insecte ; celui-ci dépasse de beaucoup le seuil minimal de survie. Les années suivantes vont voir des attaques massives indépendemment du temps qu'il fera. La destruction complète des sapins va provoquer l'émigration des adultes vers des zones non attaquées. La récolonisation des zones détruites se fera au fur et à mesure de la régénération du sapin. Mais une nouvelle épidémie ne peut avoir lieu au même endroit que lorsque la forêt a atteint, de nouveau, un certain niveau de maturité.

Du point de vue de la théorie et de l'analyse des systèmes, deux points sont à retenir :

1. Le sapin se comporte vis-à-vis de la tordeuse comme deux entités distinctives : une vulnérable (formations âgées) et une résistante (formations jeunes).

2. La forêt est constituée par une mosaïque de zones à densités spécifiques, compositions floristiques et démographiques variées.

Ainsi, si on considère le premier point indiqué ci-dessus, et la définition de système et de sa structure, l'écosystème forestier défini par les rapports tordeuse-sapin ne correspond pas à un système unique, mais à deux systèmes intimement liés : un système représenté par la tordeuse-formations âgées et un second représenté par la tordeuse-formations jeunes.

On passe d'un système à l'autre par évolution lente ou brusque du comportement du composant double qui est le sapin. Le composant « jeune » évolue lentement vers l'« âgé » ; le composant « âgé » évolue lentement jusqu'à un seuil critique : la destruction par la tordeuse.

Considérons donc le système constitué simplement par les deux composants : Tordeuse-sapin (fig. 3).

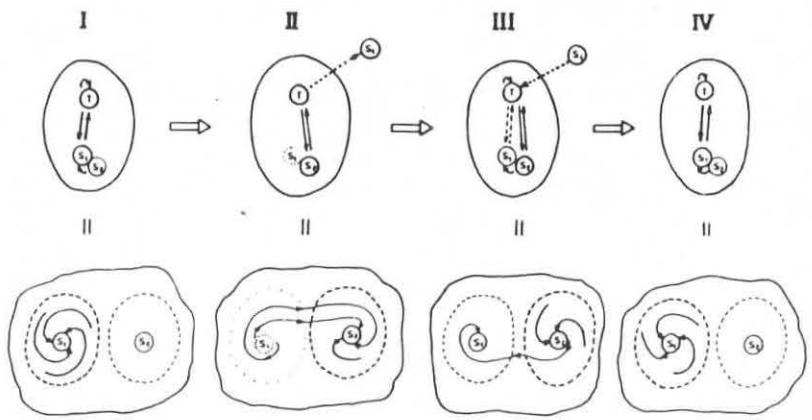

FIG. 3. — Évolution du système tordeuse-sapin, avec alternance de deux domaines d'attraction (T-tordeuse ; S_1-sapin : formations âgées ; S_2-sapin : formations jeunes).

À l'état d'équilibre (fig. 3-I), c'est-à-dire dans l'absence de conditions météorologiques favorables à l'épidémie, la tordeuse se développe sur les formations âgées, mais sa densité est maintenue à un niveau très bas par ses ennemis naturels. Le point d'équilibre est représenté par les formations âgées qui définissent, ainsi, le domaine d'attraction du système.

La destruction des formations âgées fait que le centre d'équilibre se déplace vers les formations jeunes, formations qui vont définir de cette façon un nouveau domaine d'attraction (fig. 3-II). Simultanément, la tordeuse migre, d'une part, vers d'autres formations âgées, non ou peu attaquées, et d'autre part, essaie de se maintenir dans les formations jeunes.

Au fur et à mesure que les formations-jeunes vieillissent, il y a recolonisation par la tordeuse et existence simultanée de deux domaines d'attraction de poids inégal (fig. 3-III). Cette situation se maintient jusqu'au rétablissement des conditions d'équilibre initiales (fig. 3-IV).

De cette manière, l'impact de quatre des cinq composants du système (fig. 2) est dû principalement à des différences quantitatives (développements, intensités, abondances), tandis que l'impact de la cinquième composante, le sapin, est à la fois dû à des différences quantitatives et qualitatives. Et, c'est la « qualité » du composant qui fait basculer un système dans un autre.

La résistance de l'écosystème est, ici, fonction de la possibilité et de la probabilité de ce passage. Passage qui est, d'ailleurs, responsable de la persistance de l'écosystème, et donc de son grand niveau de résilience.

Le point numéro deux cité auparavant suggère que l'écosystème se maintient grâce à son hétérogénéité spatio-temporelle. Le système est un système unique, avec des composants et des interactions bien définis, mais qui ne sont permanents que dans le temps. Pour une région et un moment donnés l'ensemble composants-interactions peut disparaître complètement (destruction du sapin par la tordeuse). Néanmoins il se maintient dans le temps, soit parce qu'il est encore présent dans d'autres régions à ce même moment, soit parce que les composants conservent, ailleurs, dans d'autres zones, des potentialités capables d'assurer la régénération du système. Cet « ailleurs » fonctionne donc comme réservoir ou mémoire du système.

La résilience est, dans ce cas, due à une mosaïque de systèmes évolutifs à différents stades d'évolution, mosaïque qui permet le

maintient de l'écosystème par un processus de rénovation permanente.

Résilience et théorie des catastrophes

Du point de vue topologique on peut regarder le phénomène de la résilience sous un autre angle, celui de la théorie des catastrophes (Thom, 1959 ; Jones, 1975 ; Zeeman, 1976).

La théorie des catastrophes s'intéresse aux modèles topologiques de l'espace de stabilité de phénomènes dont les valeurs observées ont tendance à se grouper autour de deux ou plusieurs mesures particulières (bimodalité). C'est-à-dire elle s'intéresse à des modèles où, à des variations minimales dans les facteurs extérieurs au système ou « variables lentes », correspondent des variations brusques (discontinuités) dans le comportement du système, comportement régit par les valeurs des composants ou « variables rapides ».

Cet espace de stabilité, ou espace du comportement du système dans la région de stabilité (fig. 4 et 5), correspond à l'espace de déploiement universel (« manifold ») de la catastrophe ; espace où la première dérivée de la fonction qui définit la catastrophe est nulle (changements nuls dans le comportement du système à l'intérieur de la zone d'influence du point d'équilibre).

De cette façon, on peut définir la résilience comme la capacité qu'a l'écosystème de faire face aux discontinuités dans l'évolution lente de son état d'équilibre.

Si l'on considère la catastrophe élémentaire dite fronce ou « cusp » de Whitney (Thom, 1969 ; Zeeman, 1976), dont la fonction du déploiement universel est :

$$V = x^4/4 + ux^2/2 + vx$$

et la dérivée :

$$\dot{V} = x^3 + ux + v = 0$$

et où : x sont les valeurs définissant l'état du système, u et v les facteurs ou paramètres de contrôle (l'espace défini par ces facteurs

est dit espace de contrôle et est la projection de l'espace de déploiement universel), on peut essayer une interprétation de l'évolution générale d'un écosystème forestier.

Admettons que l'espace de déploiement universel est caractérisé par deux attracteurs ou pôles d'attraction :

1. L'écosystème qui est l'état limite obtenu par évolution naturelle (climax), ou qui est maintenu dans un état stationnaire par des contraintes extérieures dont l'action de l'homme (écosystème artificialisés « équilibrés ») ; écosystème que l'on peut appeler « écosystème limite » ou « écosystème stabilisé » (attracteur supérieur) ;

2. L'écosystème qui par évolution va donner l'écosystème limite (écosystème pionniers, écosystème artificialisés « dégradés ») ; « écosystème générateur » ou « écosystème non stabilisé » (attracteur inférieur) (fig. 4).

Donc *v*, le facteur normal, représente les facteurs de changement ou d'évolution (évolution longitudinale). Dans cet espace de déploiement universel, l'évolution d'un écosystème dans un autre peut se faire lentement ou brusquement : lentement, dans la zone qui correspond à la succession écologique normale, au-delà d'un point critique *O* (vértice de la fronce) ; brusquement, en deçà de ce même point dans la zone qui correspond plutôt à la succession des systèmes artificialisés. Cela veut dire que l'espace délimité pour chaque attracteur est divisé en deux sous-espaces : le sous-espace des écosystèmes soumis principalement aux conditions naturelles (écosystèmes climax, pionniers, etc.) ; et le sous-espace des écosystèmes ayant subi l'action des contraintes extérieures, principalement l'action de l'homme (écosystèmes artificiels, perturbés, dégradés, etc.). La discontinuité entre l'espace de l'attracteur supérieur et celui de l'attracteur inférieur est de plus en plus importante au fur et à mesure que l'on s'éloigne du point critique. Le paramètre *u*, le facteur de division, représente ainsi, les facteurs de contrainte responsables de l'évolution transversale des écosystèmes.

Deux voies différentes peuvent être suivies par le système perturbé, placé sous l'influence de l'attracteur inférieur, pour retourner à son état initial : une progressive et une brusque (fig. 4). Cependant, pour la même trajectoire du système, le changement brusque de son comportement, dans un sens et dans l'autre, ne se vérifie par pour les mêmes valeurs (A et B) du facteur normal : il y a un délai dans le passage (hystéresis) ; les lignes de séparation (séparatrix) des deux attracteurs ne coïncident pas quand on regarde l'évolution du système dans les deux sens.

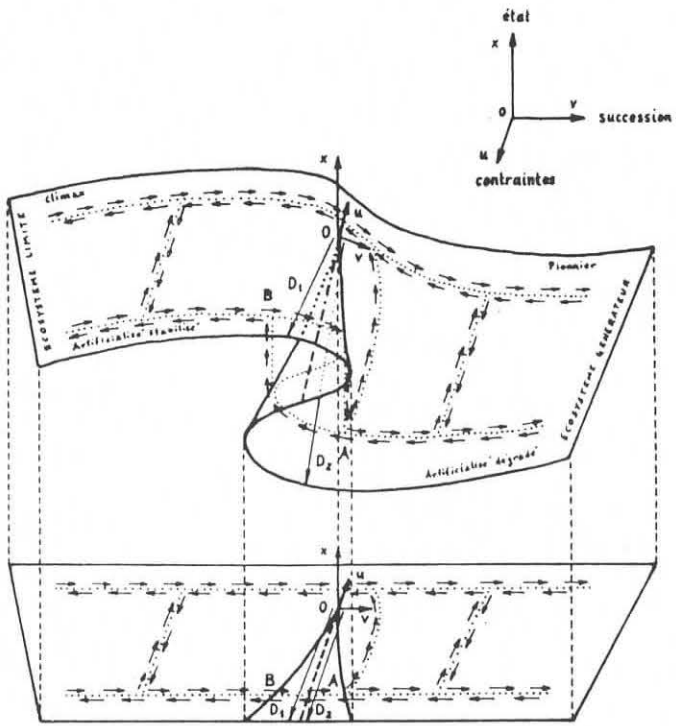

FIG. 4. — Fronce ou « cusp » de Whitney. — Modèle d'évolution d'écosystèmes forestiers.

En outre, à chaque écosystème de la succession écologique normale on peut faire correspondre un ensemble de variantes plus

ou moins modifiées, artificialisées ou dégradées. Ces variantes sont disposées dans l'espace de déploiement universel selon un gradient d'intensité, gradient matérialisé par une ligne d'égale évolution longitudinale, ligne parallèle au facteur de contrainte (fig. 4 et 5).

Toutefois, il y a une zone critique au voisinage du point critique. Ainsi, à partir de deux écosystèmes très proches et soumis aux mêmes contraintes, on obtiendra par évolution transversale, deux variantes assez éloignées l'une de l'autre (fig. 4, D_1 et D_2), selon que les écosystèmes de départ étaient situés du côté de l'attracteur stabilisateur ou de l'autre côté (divergence).

En accord avec les idées que l'on vient de développer comment interpréter la résilience ?

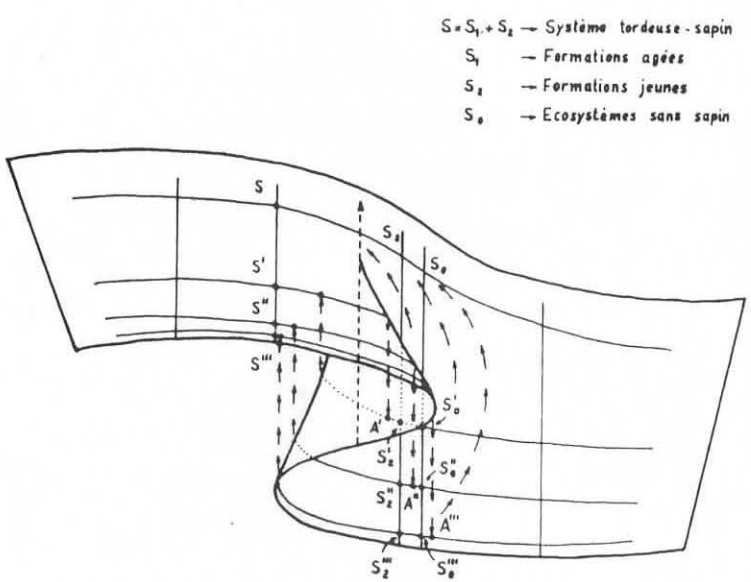

FIG. 5. — Fronce ou « cusp » de Whitney. — Modèle d'évolution du système tordeuse-sapin.

Il a été dit auparavant que la résilience était la possibilité pour un écosystème de reprendre son état initial après que les influences pertubatrices aient cessé de s'exercer. D'autre part, Holling (1973b)

reconnaît que la résilience d'un écosystème peut s'effriter peu à peu si il y a des interventions répétées de ces influences. C'est-à-dire que ces influences vont éliminer toute possibilité de retour à l'état initial, au moins dans des délais raisonnables.

Différents modèles basés sur la fronce peuvent être envisagés (cf. Jones, 1975).

Prenons comme exemple le système tordeuse-sapin (S) et le cas le plus simple, celui de la fig. 5. On peut considérer qu'une ligne d'égale évolution longitudinale importante est celle de l'écosystème où le sapin est absent (S_0—S'_0—S''_0—S'''_0). L'évolution longitudinale lente de S_0 vers S prend un certain temps, plus ou moins long suivant les fluctuations des conditions du milieu propre à cette évolution. L'évolution régressive lente, S vers S_0, pourrait aussi se vérifier si petit à petit les sapins âgés mourraient sans régénération immédiate, la régénération étant possible une fois le point S_0 atteint. Ce point correspondrait à des conditions naturelles qui vont permettre la formation plus ou moins rapide d'un écosystème où les jeunes sapins commencent à s'implanter (S_2).

Donc, l'action de la tordeuse, provoquant dans un premier temps une défoliation modérée des formations âgées, défoliation qui ne rompt pas encore l'équilibre du système, va déplacer l'écosystème le long de la ligne des contraintes vers une nouvelle position, S'. Dans un deuxième temps l'intensification de la défoliation va faire basculer brusquement le système qui passe d'un attracteur à un autre (trajectoire $S' \rightarrow S'_0$). Toutefois, le point d'impact (A') reste à l'intérieur de la zone délimitée par la ligne de début d'implantation des formations jeunes de sapin (S_2—S'_2—S''_2—S'''_2). Le système conserve la possibilité de revenir relativement vite à sa position initiale. Sa résilience est forte.

Admettons maintenant soit que les attaques se répandent aux formations jeunes déplaçant le système vers S'', soit que l'action de l'homme mène à la disparition de ces formations (système en S'''), l'intensification de la défoliation des formations âgées va provoquer le déplacement de l'écosystème selon les trajectoires $S'' \rightarrow S''_0$ et

$S''' \rightarrow S_0'''$ respectivement. La discontinuité est trop importante. Les points d'impact, A'' et A''' dans les champs de l'attracteur inférieur sont au-delà des lignes S_2 et S_0. Ceci signifie que l'on est passé carrément dans d'autres types d'écosystèmes et que le temps de retour à l'écosystème initial est trop long. La résilience est dans ce cas très faible.

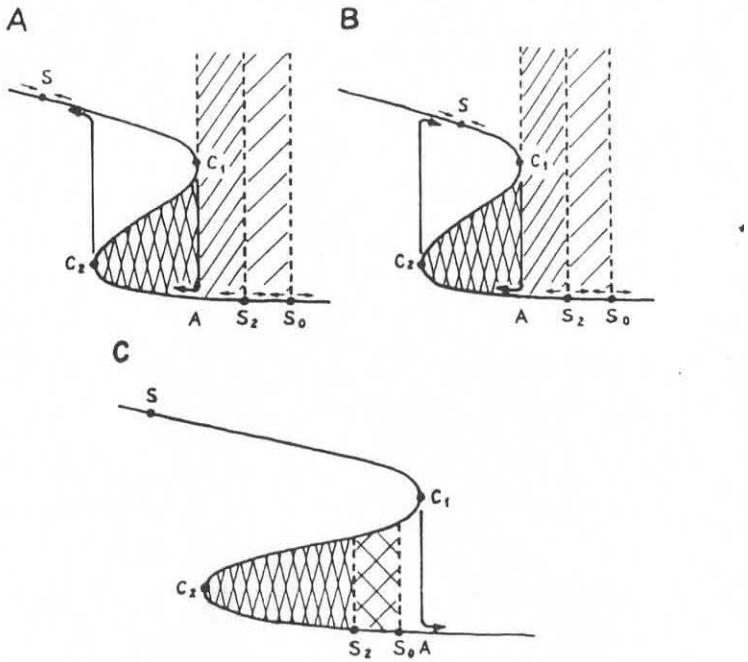

FIG. 6. — Coupe longitudinale de la fronce ou « cusp » de Whitney — Interprétation de l'évolution du système tordeuse-sapin selon MOLCHANOV (1975).

On comprend de cette façon comment la résilience d'un écosystème complexe peut s'effriter, s'il y a souvent des interventions du type catastrophique. Sous l'action répétée de ces catastrophes l'écosystème original glisse lentement au long de sa ligne de contrainte (évolution transversale), et le temps de retour de l'état perturbé à l'état initial devient de plus en plus long.

À la lumière des idées de Molchanov (1975), on peut considérer le point S comme le point réellement stable du système, tandis que le point S_0 serait un point de stabilité fragile qui limiterait deux zones : une à l'intérieure de laquelle le système peut récupérer sa position initiale ; l'autre qui éloignerait définitivement le système de cette position (fig. 6). Ainsi, un système très résilient est celui dont le point S_0 est assez éloigné du point C_1 et en dehors de la région comprise entre les points C_1 et C_2 (fig. 6A et 6B). Il ne sera pas résilient du tout si le point S_0 se situe dans la région comprise entre C_1 et C_2 (fig. 6C).

En conclusion, la résilience est la capacité qu'a l'écosystème de faire face aux discontinuités dans l'évolution de son état d'équilibre, en réduisant l'effet des contraintes.

DISCUSSION

On a vu que la résilience peut être assimilée à la stabilité globale, « virtuelle » ou « réelle », de systèmes non linéaires à plusieurs points d'équilibre.

Cependant, il est apparu qu'en raison de la grande complexité des écosystèmes, la résilience est due principalement à l'existence de systèmes dynamiques imbriqués (sous-systèmes) ; la survie de l'écosystème étant assurée par la persistance d'un de ces sous-systèmes.

L'hétérogénéité dans le temps et dans l'espace est une première façon d'assurer la résilience de l'écosystème. L'exemple du système Tordeuse-Sapin est dominé par ce type de résilience.

D'autres exemples peuvent être cités, comme le système écologique constitué par les Isotomides (Insectes Collemboles) et les Rhodacarides (Acariens Gamasides) dans un sol cultivé (Edwards *et al.*, 1967 ; Edwards, 1973). L'épandage de produits pesticides va rompre l'équilibre entre les espèces des deux groupes. Les Acariens, prédateurs, plus sensibles, sont détruits plus facilement que les Collemboles et avec eux le système. Les effectifs des Collemboles augmentent en conséquence. Certaines espèces deviennent même

nuisibles aux cultures, comme on a pu l'observer dans le cas des semis de betterave (Edwards, 1975).

Toutefois, le traitement par les pesticides ne se fait pas, en général, simultanément dans toute la région cultivée. Par ailleurs, en raison de l'irrégularité de la surface du terrain cultivé certains endroits n'ont pas reçu de produit pesticide, ou l'ont reçu en quantités minimales. Il y a encore les zones de bordure ou non cultivées où le produit pesticide est absent.

La survie du système Isotomides-Rhodacarides est, ainsi, assurée dans ces endroits. Or, s'il n'y a pas d'autres apports de pesticides, le système initial se rétablit par recolonisation à partir de ces foyers et reprend sa situation d'équilibre au fur et à mesure que le taux de résidus pesticides diminue dans le sol.

Une autre façon d'assurer la résilience de l'écosystème est réalisée par le changement temporaire de la dominance relative de ses composants.

À la limite ce changement de dominance peut s'effectuer par la disparition d'un des composants donnant lieu à l'apparition d'un système de transition qui permet le développement du composant disparu. Le système de transition peut être considéré identique au système de départ : la valeur attribuée au composant disparu est nulle pendant quelque temps. Reprenant l'exemple de la tordeuse, c'est le cas du changement de dominantes floristiques pendant la période épidémique, quand l'épinette et le bouleau se développent plus facilement. Ceci permet le développement des plantules de sapin, une fois que ces plantules ne craignent pas l'ombre.

Cependant le changement de dominance peut s'effectuer sans perte de composants. Ce sont leurs positions relatives qui changent. Ainsi, on sait que dans un sol donné il y a un grand nombre de champignons capables de décomposer la cellulose (Burges, 1965). Toutefois, une ou deux espèces seulement sont dominantes dans un substrat cellulosique particulier. Les espèces dominantes changent si des modifications sont introduites dans le système édaphique avec possibilité de retour à l'état initial. Ainsi, dans un sol où coexistent

les trois formes cellulolytiques suivantes : *Rhizophlyctis*, *Streptomyces* et *Penicillium*, la forme dominante est différente si on considère le sol naturel, tel qu'il est (*Rhizophlyctis*), si on additionne du phosphate (*Streptomyces*) ou si on y incorpore de l'azote (*Penicillium*).

Dans un système de ce type, la résilience est due aux composants que le système a en réserve. Ceci peut impliquer l'existence dans ce système de deux types de composants : les « actifs » et les « passifs », la résilience se manifestant par l'« activation » des composants passifs. Ces composants « passifs » peuvent jouer deux rôles : 1) amortir les effets des perturbations du système (ex .: bouleau, épinette) ; 2) faire disparaître les causes des perturbations (ex. : apport d'azote ou de phosphate).

Toutefois, si les facteurs agissants interviennent de façon répétitive sinon permanente, la résilience de l'écosystème diminue, jusqu'à pouvoir disparaître (Holling, 1973b). Dans ces conditions le système passe d'un domaine d'attraction à un autre sans possibilité de retour. L'écosystème a perdu le bénéfice de ses systèmes de transition ou « systèmes tampons ». On a par régression changé de type d'écosystème.

Ceci est en rapport avec un autre type de problème, dont la succession écologique est un bon exemple. C'est le problème de la continuité avec changements évolutifs d'un système vers un autre système. Ainsi, à chaque pas, dans l'enchaînement évolutif qui va de l'écosystème pionnier à l'écosystème climax, deux systèmes successifs ont un certain nombre de composants et d'interactions communs. Pendant un laps de temps chaque étape a son niveau de résilience.

Il se peut que dans des conditions particulières de milieu les changements à l'intérieur de l'écosystème soient apparemment peu marqués, donnant lieu au remplacement de certains composants par d'autres qui auront les mêmes fonctions (Blandin *et al.*, 1976). Si les nouveaux composants occupent les mêmes places ou fonctions ou si les différences de comportement de l'ensemble sont mineures, les

deux systèmes sont « homéomorphes » ou « quasi-homéomorphes », mais pas identiques (par définition même de système). De toute façon, en ce qui concerne leur résilience, ils ne sont pas forcément similaires. Des écosystèmes tropicaux semblent inclus dans cette catégorie (Blandin *et al.*, 1976).

Ces écosystèmes tropicaux complexes et fragiles se maintiennent en équilibre parce que leur environnement, prévisible (stable) est caractérisé par des fluctuations aléatoires peu marquées (May, 1974). Le remplacement des composants par d'autres composants même s'ils ont les mêmes fonctions, montre que la résilience de tels écosystèmes est faible ; elle serait forte, en revanche, si les composants du départ étaient rétablis dans leurs fonctions.

Ce problème important, soulevé par Blandin *et al.* (1976), suggère l'existence d'un autre type de stabilité des écosystèmes que l'on pourrait nommer résilience évolutive. Cette résilience serait définie comme « la capacité qu'a l'écosystème de durer tout en se transformant » et correspondrait au côté évolutif de la notion de stratégie cénotique de type « *s* » (Blandin *et al.*, 1976).

Bien que, selon May (1974), plus l'écosystème est complexe, plus il est instable et fragile, il n'est pas hors de question que des perturbations assez importantes mais limitées dans le temps et dans l'espace, ne puissent être absorbées par un écosystème complexe en raison du processus résilient lié à l'hétérogénéité spatio-temporelle.

Dans la plupart des exemples cités la résilience est en rapport non seulement avec les fluctuations des valeurs attribuées aux variables, mais aussi avec le changement dans les valeurs des coefficients de ces variables. Ces deux aspects de la résilience sont souvent liés en ce qui concerne les écosystèmes. Ils définissent deux types de résilience (Grümm, 1976a, 1976b) :

1. La résilience à l'intérieur de l'espace d'état, qui tient compte de la capacité de l'écosystème à absorber les perturbations importantes dans les valeurs de ses composants ou variables d'état (ex. : variations brusques du nombre d'individus) ;

2. La résilience de l'espace d'état qui tient compte de la capacité de l'écosystème à absorber les perturbations importantes introduites dans les paramètres (coefficients des variables d'état) par les fluctuations des facteurs de l'environnement (ex. : changement dans les taux de fécondité).

En conclusion, l'écosystème réagit aux perturbations importantes en absorbant les chocs par l'intermédiaire de systèmes de transition :

1. Ou bien l'écosystème étant composé par certain nombre de sous-systèmes robustes, les chocs sont absorbés par le changement temporaire de la dominance relative des différents composants.

2. Ou bien l'écosystème a une grande hétérogénéité spatio-temporelle qui permet le développement de systèmes évolutifs de remplacement après disparition temporaire, locale, du système.

La résilience est ainsi :

a) À la lumière de la théorie des systèmes :

1) soit la propriété de l'écosystème qui traduit sa capacité de passer d'un système à l'état d'équilibre stationnaire à un autre système en équilibre (moins stable) avec possibilité de retour au système initial ;

2) soit la propriété de l'écosystème de se maintenir par un processus de rénovation permanente, processus dû à une mosaïque de systèmes évolutifs dans différents stades d'évolution.

b) À la lumière de la théorie des catastrophes :

3) la capacité qu'a l'écosystème de faire face aux discontinuités dans l'évolution de son état d'équilibre, en réduisant l'effet des contraintes.

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier Messieurs P. Blandin, M.B. Bouché, S. Frontier, K. Hadjibiros et J.A. Meyer par leurs commentaires et suggestions qui m'ont permis d'améliorer le manuscrit, et Monsieur M. Cancela da Fonseca et Mademoiselle A. Cancela da Fonseca par leur aide dans sa préparation.

SUMMARY

HOLLING's resilience concept is analysed in detail in the light of other stability concepts and of systems and catastrophe theories.

Being defined as the capacity of the ecosystem to absorb the effect of important setbacks without changing its structure, resilience compared with other concepts of stability (local, global) is a " virtual " global stability (according to one's picture of the ecosystem) that integrates a sets of multiple " real " global stabilities, of the local stability type (corresponding to well determined evolutionary states of the ecosystem).

From the point of view of systems theory, this corresponds to a complex system capable of originating transition systems :

Either (1), the ecosystem is composed of a certain number of robust subsystems, the shocks being absorbed by temporary changes in the relative dominance of the different components.

Or (2), the ecosystem has a great space-time heterogeneity that allows the development of replacing evolutive systems, when the system brokes localy and temporary.

Then, the resilience is :

Either (1), the ecosystem property which translates its capacity to pass from a steady state system to another system in equilibrium (less stable), with the possibility to revert to the original system.

Or (2), the ecosystem property to maintain itself by a permanent renewal process, which is due to a mosaic of evolutive systems in different evolutionary states.

From the point of view of the catastrophe theory, the system in equilibrium belongs to a given ecological succession (longitudinal evolution).

According to the intensity of the constraints to which the ecosystem is submitted (transversal evolution), the ecosystem passes abruptly from one type of system to another. The return back to original system will be more or less rapid, depending on the intensity of the constraints, thus in relation to the degree of divergence between the two systems.

Therefore, the resilience is the capacity of the ecosystem to face discontinuities in the evolution of its state of equilibrium by slowing down the constraints effect.

BIBLIOGRAPHIE

BLANDIN, P., BARBAULT, R. et LECORDIER, C. (1976) — Réflexions sur la notion d'écosystème : Le concept de stratégie cénotique. *Bull. Écol.*, **7** : 391-410.

BOEHM, G.A.W. (1974) — An Independent Perspective. In : *IIASA'74*, pp. 3-24 : Laxenburg, IIASA.

BURGES, N.A. (1965) — Biological processes in the decomposition of organic matter. HALLSWORTH E.G. and CRAWFORD, D.V., Eds., *Experimental Pedology*. pp. 189-198. London, Butterworths.

CANCELA DA FONSECA, J.P. (1967) — La théorie de l'information appliquée à la productivité de la microfaune du sol. *In :* PETRUSEWICZ, K., Ed., *Secondary productivity of terrestrial ecosystems (Principles and methods)*, vol. II, pp. 631-646. Warszawa, Panstwowe Wydawnictwo Naukowe.

CANCELA DA FONSECA, J.P. (1974) — *Théorie des systèmes : Son application à l'étude des Écosystèmes. Introduction. Variables d'État.* 107 + 9 pp. Rennes, Lab. Zoologie et Écologie.

DAJET, Ph., GODRON, M., DAVID, P. et RISO, J. (1974). *Vocabulaire d'Écologie*. 273 pp. Paris, Hachette.

EDWARDS, C.A., DENNIS, E.B. and EMPSON, D.W.(1967) — Pesticides and the soil fauna : effects of aldrin and DDT in an arable field. *Ann. appl. Biol.*, **60** : 11-22.

EDWARDS, C.A., Ed. (1973) — *Environmental pollution by pesticides*. X + 542 pp. London, Plenum Press.

EDWARDS, C.A. (1975) — Integrated control of soil pests. *In :* Progrès en lutte biologique et intégrée. *Bull. SROP*, **1** : 119-121.

FIERING, M.B. and HOLLING, C.S. (1974) — Management and standards for perturbed ecosystems. *IIASA RR — 74-3* : 45 pp.

FRONTIER, S. (1976) — Réflexions pour une théorie des écosystèmes. (Sous presse).

GRÜMM, H.R. (1976a) — Definitions of resilience. *IIASA RR — 76-5* : 20 pp.

GRÜMM, H.R. (1976b) — Resilience and related mathematical concepts. *IIASA Conference'76*, vol. 2, pp. 225-234. Laxenburg, IIASA.

HOLLING, C.S. (1973a) — Resilience and stability of ecological systems. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **4** : 1-23.

HOLLING, C.S. (1973b) — Development and use of ecological modules in resource development simulation. *IIASA RM — 73-3* : 10 pp.

HOLLING, C.S., Ed. (1974) — Project status report : Ecology and environment project. *IIASA SR — 74-2-EC :* ii + 88 pp.

HOLLING, C.S., Ed. (1975) — The IIASA Ecology project : A status report. *IIASA RR — 76-2* : vi + 126 pp.

JONES, D.D. (1975) — The application of catastrophe theory to ecological systems. *IIASA RR — 75-15* : 57 pp.

KOWAL, N.E. (1971) — A rationale for modeling dynamic ecological systems. *In* PATTEN, B.C., Ed., *Systems analysis and simulation in Ecology*, vol. I, pp. 123-194. New York, Academic Press.

LEWONTIN, R.C. (1969) — The meaning of stability. *In* : Diversity and stability in ecological systems, *Brookhaven Symp. Biol.*, **22** : 13-24.

LIFERMANN, J. (1972) — *Systèmes linéaires. Variables d'état*. X + 227 pages. Paris, Masson.

MARGALEF, R. (1969) — Diversity and stability : A practical proposal and a model of interdependance. *In* : Diversity and stability in ecological systems, *Brookhaven Symp. Biol.*, 22 : 25-37 pp.

MAY, R.M. (1974) — *Stability and complexity in model ecosystems*. 2nd ed. ix + 265 pp. Princeton, N.J., University Press.

MOLCHANOV, A. (1975) — Stability versus resilience. *In* : GRÜMM, H.R., Ed., Analysis and computation of equilibria and regions of stability with applications in Chemistry, Climatology, Ecology, and Economics, *IIASA CP — 75-8* : 219-225.

MORRIS, R.F., Ed. (1963) — The dynamics of epidemic spruce budworm populations. *Mem. Ent. Soc. Can.*, 31 : 1-332.

ROSEN, R. (1970) — ***Dynamical system theory in Biology. I : Stability theory and its applications***. xiii + 302 pp. New York, Wiley-Interscience.

THOM, R. (1969) — Topological models in Biology. *Topology*, 8 : 313-335.

ZEEMAN, E.C. (1976) — Catastrophe theory. *Scientific American*, **234** : 65-83.